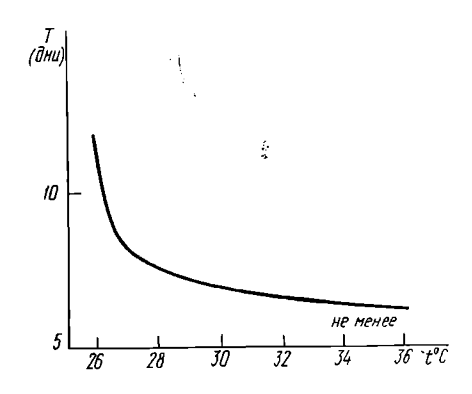
Рис. 4. Гарантированные сроки защищенности агрокультуры от повторного заражения вредителем.



чения. Эта полоса также смещена ниже 50 % уровня выживания (рис. 1). Такие результаты свидетельствуют о том, что у клещей существует адаптация к отсутствию пищи на определенном начальном отрезке времени, по истечении которого адаптационные механизмы перестают действовать, и скорость гибели клещей увеличивается. Первая частная производная по времени (скорость гибели клещей) изменяется нелинейно с ростом температуры, как это представлено на рис. 3. Это также свидетельствует о наличии у исследуемых клещей адаптации к существованию при повышенных (30—36 °С) температурах. Исходя из полученных данных о траектории экстремума первой производной по поверхности аппроксимационной функции, были рассчитаны сроки защищенности агрокультуры от повторного заражения паутинными клещами после уничтожения последних. При 26 °С они составляют не менее 11,3 суток, при 28 °С —7,4; при 30 °С — 6,9; при 32 °С — 6,5; при 34 °С — 6,3; при 36 °С — 6,2 суток (рис. 4).

Таким образом, в результате проведенных исследований получена функция, хорошо отражающая зависимость выживания голодающих хищных клещей *Amblyseius longispinosus* от двух факторов — температуры и времени. На основании анализа функции сделаны выводы о приспособленности данного вида к повышенным (30—36 °С) температурам, а также о том, что существуют механизмы, сдерживающие отрицательное воздействие голодовки на ее начальном отрезке времени. Критические линии аппроксимационной поверхности использованы для определения гарантированных сроков защищенности агрокультуры от повторного заражения паутинными клещами.

Колодочка Л. А., Лысая Е. А. Выживаемость голодающих хищных клещей-фитосейид Phytoseiulus persimilis, Amblyseius andersoni, Amblyseius reductus (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоологии.— 1976.— № 3.— С. 88—90.
Репкина Л. В. Динамика расходования голодными иксодовыми клещами запасных питательных веществ и взаимосвязь этого процесса с популяционно-экологическими особенностями иксодид: Автореф. ... канд. биол. наук.— М., 1981.— 23 с.
Jones B. M. The sensory physiology of the harvest mite Trombicula autumnalis Shaw.// J. Exper. Biol.— 1950.— 27.— P. 461—494.
Mori H., Chant D. A. The influence of humidity on the activity of Phytoseiulus persimilis Athias-Henriout and its prey. Tetranychus urticae (C. L. Coch) (Acarina: Phytoseiidae, Tetranychidae) // Can. J. Zool.— 1966.— 44.— P. 863—871.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)
Получено 27.06.88

УДК 597.154.343

Л. И. Гроня, И. Ф. Мишутина, Б. В. Солуха

ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ ГУППИ В ПОЛЯХ ХИМИЧЕСКИХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ

Восприятие химических раздражителей играет существенную роль в обеспечении таких видов поведения рыб, как половое, оборонительное, пищевое. Например, ухаживание и нерест у ряда видов стимулируется не только зрительными и звуковыми сигналами, но и химическими. При этом повреждение обонятельного эпителия исключает

у самцов реакцию ухаживания и усиливает тенденции к агрессивному поведению (Tavolga, 1976).

Ряд исследований, в которых выясняется роль хеморецепции в организации репродуктивного поведения рыб, проведен на гуппи. Самки гуппи выделяют «динамогенное» вещество, которое вызывает повышение двигательной активности самцов (Amourig, 1964). Ранее было показано, используя методики парного выбора, что самцы гуппи привлекались водой, в которой содержались самки того же вида (Gandolfi, 1969; Crow, Liley, 1979).

Настоящее исследование выполнено с целью выяснения аттрактивности экзометаболитов конспецифичных особей, находящихся в различном физиологическом состоянии, а также оценки характера реагирования самцов гуппи при различном разведении химических раздражителей.

Материал и методика. Опыты проводили в боксе размером 30×20×10 см, заполненном 4 л отстоянной воды, куда помещали самца гуппи. Время адаптации в боксе составляло 18 часов. В ходе эксперимента самцу предъявляли движущиеся модели самки. Наиболее эффективной оказалась модель, изготовленная из нержавеющей стали, полая внутри, с отверстиями по бокам, длиной 2,5 см. Модель была прикреплена к тонкой проволоке, переходящей в стеклянный держатель, при помощи которого осуществлялось перемещение модели в боксе. В модель вкладывали пропитанный тестируемый раствором кусочек поролона. Скорость перемещения модели и размер кусочка поролона определяли в предварительных опытах по вымыванию раствора перманганата калия.

В качестве стимулов использовали следующие растворы: 1) вода из аквариума (объем 8 л), где содержали 5 половозрелых самок; 2) вода из аквариума, где содержали 5 ювенильных особей; 3) вода из емкости, где находились стрессированные половозрелые самцы и самки. Для приготовления третьего стимула в сосуд (200 мл) с отстоянной водой помещали 5 гуппи и периодически перемешивали ее стеклянной палочкой в течение 30 мин. Стимулы 1—3 предъявляли независимо

В экспериментальной практике хорошо известен эффект «реакции на воду»: при орошении обонятельного эпителия в электрофизиологических или введении в экспериментальный бокс в поведенческих опытах воды с несколько отличающимся химическим составом наблюдаются ответы структур обонятельных луковиц или ориентировочно-исследовательские реакции тестируемых рыб. Вода в экспериментальном боксе всегда несколько отличается от воды, используемой для приготовления растворов химических стимулов. В боксе постоянно находится тестируемая особь и происходит накопление ее экзометаболитов. Устранить артефакты измерений, обусловленные наличием «реакции на воду», позволяет применение в качестве контроля растворов с очень большими разведениями 10^{30}—10^{21}. В таких растворах теоретически уже не должны находиться молекулы стимула, тогда как особенности используемой воды сохраняются. Кроме того, измерение ответов на предъявление таких контрольных стимулов позволяет оценить изменчивость данных, обусловленную нестационарностью тестируемого объекта. При итоговой обработке данных ответы на тест-стимулы должны сопоставляться с ответами в контроле, а процедура измерений соответствовала таблице.

Процедуру разведения каждого стимула производили непосредственно перед началом опыта. Опыты проводили следующим образом. Экспериментатор аккуратно опускал модель рыбки в бокс и подводил ее к самцу. Фиксировалось время следования самца за движущейся моделью. Время наблюдения было разбито на 3 интервала по 50 с: фоновый, контрольный и стимульный. Во время фонового и контрольного

Последовательность предъявления стимулов

День недели	Разведение степени 10					
Понедельник	30	25	20	15	10	5	0
Вторник	29	24	19	14	9	4	
Среда	28	23	18	13	8	3	
Четверг	27	22	17	12	7	2	
Пятница	26	21	16	11	6	1	

периодов поролон был пропитан раствором в разведениях, указанных в первой колонке таблицы в соответствии с днем проведения опыта. Стимульные растворы подавались (пропитка поролона) по нисходящему ряду разведений (от высоких к низким) с тем, чтобы эффект накопления не влиял на поведение рыбы. Для каждого стимула и разведения использовали новый кусок поролона. Последовательность предъявления трех видов стимулов в каждой серии опытов носила случайный характер. Например, в понедельник: вода из аквариума, где содержались половозрелые самки, вода из аквариума, где содержались ювенильные особи, вода из емкости, где находились стрессированные особи; во вторник: вода из емкости со стрессированными особями, вода из аквариума с половозрелыми самками, вода из аквариума с ювенильными особями и т. д.

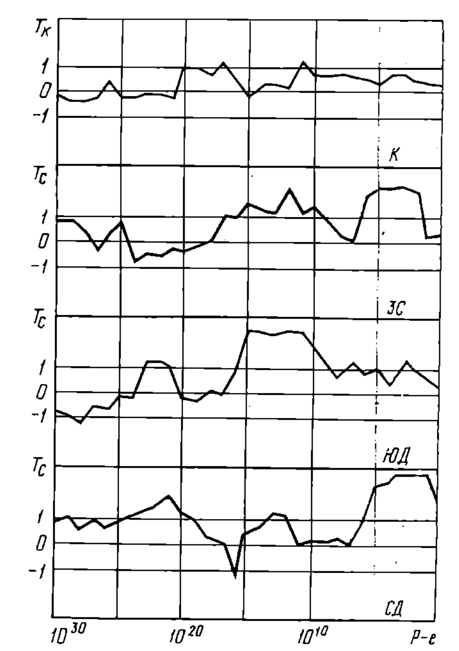
Перерыв между наблюдениями составлял 4—5 мин. Одинаковые стимулы (по виду и по порядку разведения) подавались 4 раза.

Модель рыбки и все манипуляционные инструменты перед каждым опытом подвергались промывке под сильной струей воды и термической обработке. По окончании серии опытов самца гуппи отсаживали в промежуточную емкость, а экспериментальный бокс тщательно мыли горячей водой, вновь заполняли отстоенной водой и помещали туда самца для адаптации.

Обработку полученных данных производили следующим образом. Показатель реагирования на введение стимула T_c — это разность между временем следования самца за движущейся моделью на стимульном интервале и контрольном. Показатель реагирования на введение контрольных растворов $T_к$ — это разность между временем следования самца за движущейся моделью на контрольном интервале и фоновом. Итоговые амплитудные характеристики показателей реагирования сглаживали методом скользящей средней. Достоверность оценки точек этих амплитудных характеристик определяли по критерию Стьюдента.

Результаты. Полученные данные сведены в графики зависимости величины ответных реакций самцов гуппи на стимульные растворы от разведения. При предъявлении контрольных растворов (рисунок, *К*) оценки показателей реагирования практически варьируют в диапазоне от —1 до +1. Исключение составляет только одна точка +1,2 при разведении 10^{11}. Ответы на значимые стимулы выходят за пределы этого диапазона. При этом смещение оценок всегда происходит в сторону увеличения показателя реагирования, что соответствует увеличению времени следования самца за моделью в опыте по сравнению с контролем. В целом этот эффект наблюдается в диапазонах разведений 10^{15}—10^{10} и 10^6—10.

1. Повышенная реакция следования самца гуппи за моделью, где стимулом являлась вода из аквариума с половозрелыми самками (рисунок, *ЗС*), наблюдалась в диапазоне разведений 10^{15}—10^{10}. В диапазоне разведений 10^6—10^2 наблюдалось увеличение времени преследования самцом модели, но при предъявлении стимула в разведении 10^1 или без разведения самец «терял интерес» к модели.



Реакция следования самцов гуппи за моделью самки при введении химических стимулов в различном разведении:

Т — показатель реагирования, представляющий собой количественную оценку времени следования; *К* — контроль; *С* — стимул; стимулы — экзометаболиты: *ЗС* — зрелых самок, *ЮД* — ювенильных доноров, *СД* — стрессированных доноров. В диапазонах разведений 10^{15}—10^{10} и 10^6—10^2 отличия от контроля превышают 0,95.

2. Ярко выраженной оказалась реакция следования самца гуппи за моделью при предъявлении в качестве стимула воды из аквариума, где содержались ювенильные доноры (рисунок, *ЮД*) в диапазоне разведений 10^{10}—10^{15}. При меньших разведениях она проявлялась слабо.

3. Четкая реакция следования самца гуппи за моделью, где стимулом являлась вода из емкости со стрессированными самцами и самками (рисунок, *СД*) наблюдали в диапазоне разведений стимула 10^{6}—1. Причем реакция следования сопровождалась реакцией «толкания» поролона, который был пропитан стимулирующим раствором.

Обсуждение результатов. В настоящей работе на одиночных изолированных самцах гуппи изучена реакция на воду, взятую из аквариума, где содержались самки и молодь этого же вида. Феромон, выделяемый самкой гуппи и вызывающий гиперактивность самцов, был идентифицирован как эстроген (Amourig, 1965). Показано, что этот половой феромон секретируется самкой в период максимальной рецептивности (Crow, Liley, 1979), который совпадает с процессами виталлогенеза и стероидогенеза, происходящими в яичнике (Liley, 1968, 1972). Главной функцией феромона самки является привлечение самцов и инициация полового поведения, что служит для синхронизации половой активности брачных партнеров, периодов оплодотворения и созревания икры (Виноградова, Мантейфель, 1982). Поэтому наличие соответствующих поведенческих реакций имеет естественное объяснение.

При предъявлении экзометаболитов как зрелых самок (рисунок, *ЗС*), так и заведомо ювенильных доноров (рисунок, *ЮД*) усиление вызванной двигательной активности самцов наблюдалось в диапазоне разведений 10^{15}—10^{10}. Очевидно, что эта реакция не может быть связана с выделением полового феромона, тем более, что никаких компонентов брачного поведения самца при этом не регистрировалось. Эффект можно трактовать как проявление ориентировочно-исследовательской активности на неспецифические химические раздражители, предполагая, что при значительном разведении экзометаболиты зрелых самок теряют свою специфичность. Однако, тогда не ясно, почему отсутствует реакция следования в этом диапазоне разведений экзометаболитов стрессированных особей (*СД*). По-видимому, необходимы более точные аппаратурные измерения реакций гуппи на вышеописанные стимулы. И это также должно сочетаться с предъявлением зрительных и химических раздражителей.

Выводы. 1. Водные растворы экзометаболитов зрелых самок и стрессированных особей гуппи в разведении 10^{5}—10^{2} стимулируют реакцию преследования самцами модели самки.

2. Водные растворы экзометаболитов и зрелых самок и ювенильных особей стимулируют неспецифическую реакцию следования самцов гуппи за моделью, причем эффективность стимулов от ювенильных особей выше, чем стимулов от зрелых самок.

Виноградова В. М., Мантейфель Ю. Б. Роль химических сигналов и обоняния в половом поведении гуппи Poecilia reticulata peters (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) // Вопр. ихтиологии.— 1982.— 22.— С. 113—119.

Amouriq L. L'activite et le phenomene social chez Lebistes reticulatus (Poeciliidae, Cyptinodontiformes) // C. R. Acad. Sci.— 1964.— **259**, N 16.— P. 2701—2702.

Amouriq L. Origine de la substance dynamogene emise par Lebistes reticulatus femelle (Poisson, Poeciliidae, Cyprinodontiformes) // Ibid.— 1965.— **260**.— P. 2334—2335.

Crow R. T., Liley N. R. A sexual pheromone in the guppy, Poecilia reticulata (Peters) // Canad. J. Zool.— 1979.— **57**.— P. 184—188.

Gandolfi G. A chemicai sex attractant in the guppy Poecilia reticulata Peters (Pisces, Poeciliidae) // Monitore Zool. Ital. (N. S.).— 1969.— **3**.— P. 89—98.

Liley N. R. The endocrine control of reproductive behaviour in the female guppy, Poecilia reticulata Peters // Animal Behav.— 1968.— **16**.—P. 318—332.

Liley N. R. The effects of estrogens and other steroids on the sexual behavior of the female guppy, Poecilia reticulata // Gen. Compar. Endocrinol.— 1972.— Suppl. 3.

Tavolga W. Chemical stimuli in reproductive behavior in fish: comunication // Experientia.— 1976.— **32**.— P. 1092—1095.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР (Киев) Получено 21.06.88